

ULTRASTRUCTURE DE L'EXINE DE QUELQUES POLLENS DE CÉLASTRALES ET DES GROUPES VOISINS¹

par D. LOBREAU-CALLEN

RÉSUMÉ : L'étude ultrastructurale de l'exine du pollen de *Rhamnus* (*Rhamnaceæ*) et de *Chytranthus* (*Sapindaceæ*) met en évidence des caractères significatifs pour la distinction de chacun de ces groupes avec les Céléstrales.

ZUSAMMENFASSUNG : Unterschiede in der Ultrastruktur zeigen sich in der Pollenexinestratifikation der Gattungen *Rhamnus* (*Rhamnaceæ*), *Chytranthus* (*Sapindaceæ*) in Vergleich mit derjenigen der Céléstrales.

*
* *

En 1862, J. D. HOOKER groupait les *Rhamnaceæ* avec les *Celastraceæ* dans le même ordre : les Céléstrales. Il considérait les Sapindales, dont les *Sapindaceæ* constituent la famille type, comme un ordre distinct, mais très proche des Céléstrales.

Dans les classifications les plus récentes (R. WETTSTEIN, 1935; A. CRONQUIST, 1968; A. TAKHTAJAN, 1969, 1973...), *Rhamnaceæ* et *Celastraceæ* sont situées dans deux ordres différents très voisins, et les Sapindales sont groupées avec les Céléstrales dans les *Rosida*.

Le pollen de ces trois familles est fréquemment tricolporé, souvent réticulé. Il est simple, rarement composé (polyades et tétrades chez *Lophopetalum*, *Celastraceæ* s. str.²). Le type pollinique le plus fréquent étant le même, c'est la structure fine de l'exine qui peut permettre d'apporter quelques différences significatives entre les membres de ces familles.

Le pollen simple des *Celastraceæ* s. str. présente des replis au niveau des ouvertures, localisés dans l'endexine, la sole étant absente dans ces régions. Les ouvertures sont entourées d'un amincissement périapertural et d'une marge diffuse. L'ectexine est columellaire et l'endexine est cons-

1. Les observations réalisées ont déjà été consignées dans une thèse de Doctorat d'État inscrite aux Archives Originales du C.N.R.S. sous le n° 8 071 (1975a).

2. Selon les classifications adoptées, Céléstracées et Hippocratéacées sont tantôt groupées en une seule famille, les Céléstracées s.l., tantôt séparées en deux familles, les Céléstracées s. str. et les Hippocratéacées; c'est cette dernière conception qui est adoptée dans ce travail.

tituée d'amas grossièrement noduleux dans sa partie la plus profonde (D. LOBREAU-CALLEN & B. LUGARDON, 1973).

Le pollen composé des *Celastraceæ s. str.* n'est connu que dans le genre : *Lophopetalum*.

***Lophopetalum arnhemicum* N. Byrnes**

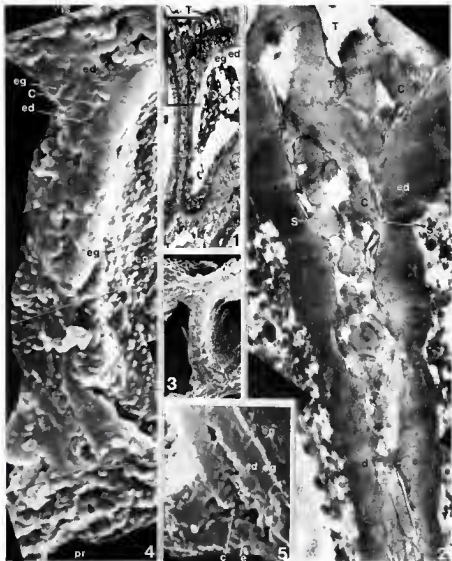
Le pollen est en tétrade. Au pôle distal, le tectum perforé repose sur des columelles (Pl. 1, 1 et 2), la sole est très mince et l'endexine épaisse, avec une partie externe homogène contiguë à la sole et une partie interne formée d'amas irréguliers plus denses dans la région la plus profonde. Dans la zone équatoriale, les deux couches de l'exine sont modifiées et moins épaisses : l'ectexine est déformée, la sole très réduite disparaît et la soudure des monades se fait par du matériel ectexinique discontinu (parfois des columelles déformées). L'endexine perd son épaisseur par amincissement de sa partie profonde. Au pôle proximal, l'ectexine est fortement déformée, la sole est absente et l'endexine est la seule strate exinique continue. Puisqu'il n'y a pas de strate continue entre les parois des monades adjacentes, les tétrades sont acalymmées (M. VAN CAMPO & Ph. GUINET, 1961). La structure de l'exine est identique dans le pollen de tout le genre (ex. *L. duperreanum*, Pl. 1, 3 et 4).

Au pôle distal des monades, la structure de l'exine est comparable à celle des grains simples (exine columellaire, endexine...). L'ornementation réticulée à tectée-perforée est identique à celle du genre *Kokoona*, très proche de *Lophopetalum*. La structure du pollen confirmerait donc la réunion de ces deux genres proposés par F. KURZ en 1870 (D. LOBREAU-CALLEN, 1975a, et sous presse).

Les affinités morphologiques des *Celastraceæ* et des *Hippocrateaceæ* ont conduit certains auteurs à les réunir dans une même famille. Le pollen de ces deux familles montre une structure de l'exine comparable dans les pollens simples, et les seules distinctions que l'on rencontre dans les pollens composés se situent au niveau du pôle proximal et dans le mode de soudure des monades. Chez les *Hippocrateaceæ*, en effet, les pollens composés sont calymmés par l'intermédiaire de la couche tectale continue commune et la sole est présente au pôle proximal.

***Rhamnus utilis* Pursh. (*Rhamnaceæ*)**

Le pollen est tricolporé. Le tectum, en microscopie électronique à balayage (MeB) est à la fois supraréticulé et rugulé (Pl. 2, 1 à 10). Le mur du réseau est formé par l'organisation particulière de courts éléments striés pouvant être groupés par 2 ou par 3 (Pl. 2, 3 et 4). Le fond des mailles est plus ou moins rugulé. Le tectum est perforé généralement dans le fond des mailles, à proximité du mur du réseau (Pl. 2, 6 et 7). La strate infractectale est d'épaisseur très réduite et sa structure est grenue (Pl. 3, 2 et 3). La sole et l'endexine sont aussi épaisses que le reste de l'ectexine; l'endexine mesure approximativement le quart de l'épaisseur de la sole et est faible-



Pl. 1. — *Lophopetalum arnhemicum* N. Byrnes (*Must* 796, NT), pollen non acétolysé : exine au niveau de la cloison commune de deux monades, la sole étant absente et la soudure se faisant par du matériel ectextinique discontinu et déformé, 1 \times 2 700; 2 \times 20 000. — *L. duperreanum* Pierre (*Pierre* 4082, L), pollen acétolysé : cloison commune de deux monades comme pour l'espèce précédente et cloison commune à trois monades au pôle proximal : 3 \times 1 900; 4 \times 10 000; 5 \times 10 000, exine de trois monades acalymmées au pôle proximal. — *dis* = pôle distal; *pr* = pôle proximal.

Le pollen observé en microscopie électronique à transmission a été fixé dans la glutaraldéhyde et postfixé par le tétroxyde d'osmium. Les inclusions ont été faites dans l'épon et les coupes contrastées par l'acétate d'uranyl et le citrate de plomb.

C = columelle; *e* = endexine; *ed* = région dense de l'endexine; *eg* = région de l'endexine présentant des granules ou des nodules plus ou moins cohérents; *gr* = structure grenue de la couche infratectale; *O* = orbicule; *P* = perforation; *S* = sole; *T* = tectum; *Se* = sexine; *N* = nexine; *V* = cavité.

ment endosculptée. Au niveau de la marge, entourant les ouvertures (Pl. 3, 1 et 4), l'ectexine est moins épaisse, le tectum est faiblement rugulé et perforé (Pl. 2, 4 et 10), la strate grenue particulièrement ténue disparaît et la sole amincie est contiguë au tectum (Pl. 3, 1 et 4). L'endexine, dans sa partie la plus interne, présente des fragments qui paraissent libres et noyés dans la région la plus externe de l'intine. Sous l'ouverture, l'endexine est brusquement épaissie.

La structure de l'exine des deux espèces *R. alaternus* (I. QUASDORF, 1974) et *R. utilis* est comparable, avec toutefois une différence au niveau de la strate infratectale. Chez *R. utilis*, la structure grenue paraît fine et bien nette; elle correspond à la définition que M. VAN CAMPO & B. LUGARDON en ont donnée en 1973. Chez *R. alaternus*, la structure grenue est moins évidente; en fait, parmi les grains très irréguliers de sporopollénine, des columelles de forme irrégulière sont observables: elles correspondent soit à des amas de grains (d'après I. QUASDORF, Pl. 39, fig. 3), soit à un gros grain (d'après I. QUASDORF, Pl. 40, fig. 1) établissant ainsi la jonction entre le tectum et la sole. Une telle variation de structure de la couche infratectale au sein d'un même genre a déjà été décrite dans le pollen des *Amonaceæ* (A. LE THOMAS & B. LUGARDON, 1976).

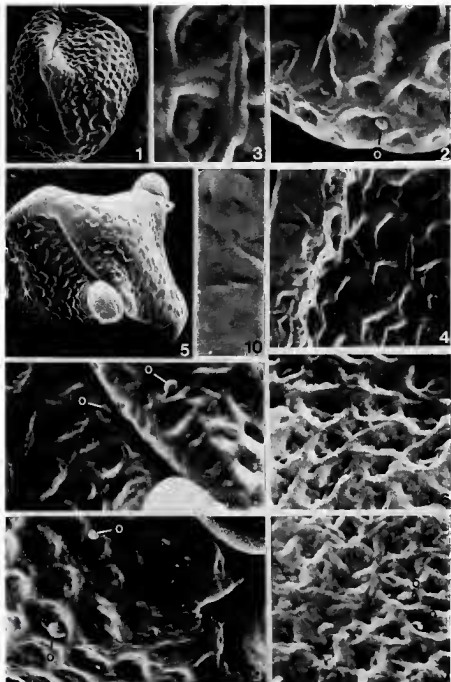
Lorsque le pollen mûr est prélevé directement dans l'anthère, les orbicules (ou corps d'Ubish) sont localisés dans les mailles du réseau supracteal et au niveau des perforations (Pl. 2, 2, 8, 9). Ces orbicules ont parfois pu être observés au niveau des perforations de la marge dans la région où le tectum repose directement sur la sole, c'est-à-dire où la couche infratectale est absente.

Zizyphus spina-christi (L.) Willd.

Comme dans le genre *Rhamnus*, le pollen est tricolporé, tecté, rugulé, fovéolé et perforé (au MeB); chaque rugule formée par des stries aboutit aux perforations ou aux fovéoles (Pl. 4, 1). Lorsqu'on observe du pollen mûr, non acétolysé et simplement rincé à l'eau distillée, de nombreux orbicules de petites dimensions peuvent encore recouvrir le tectum, localisés sur les perforations et les fovéoles, notamment au niveau de l'intercolpium (Pl. 4, 2). Au pôle, où le tectum est rugulo-strié, exceptionnellement perforé, les orbicules sont rares.

Dans les *Rhamnaceæ*, on constate donc que les orbicules sont petits et semblent toujours liés aux perforations et aux fovéoles, tandis que, dans les *Celastrales*¹, ceux que nous avons pu observer ont des dimensions beaucoup plus grandes et sont répartis de façon anarchique à la surface de l'exine.

1. Par l'étude du pollen, l'ordre des *Celastrales* comprend les familles des *Celastraceæ*, des *Hippocrateaceæ*, des *Siphonodontaceæ* et des *Stackhousiaceæ* dont les caractères aperturaux sont très proches, ainsi que les *Phellinaceæ*, les *Aquifoliaceæ*, les *Oncothecaceæ*, les *Salvadoraceæ*, les *Jacquinaceæ*, les *Sphenostemonaceæ* et les *Goupiaceæ* dont les caractères de l'exine sont voisins et s'enchaînent (D. LOBBEAU-CALLEN, 1975b et sous presse).



Pl. 2. — *Rhamnus utilis* Parsh. (*Arboretum de Chevreloup*), pollen non acétolysé : 1, aperture $\times 2\,250$; 2, réseau supratectal, microrugules et orbicule recouvrant une perforation $\times 11\,000$; 3, mur du réseau strié $\times 22\,000$; 4, tectum microrugulé faiblement perforé au niveau de la marge et tectum supraréticulé, microrugulé et perforé dans l'intercolpium $\times 11\,000$; 5, aperture $\times 2\,250$; 6, perforations du tectum situées à la base du mur du réseau et dans le fond des mailles $\times 11\,000$; 7, orbicules recouvrant des perforations $\times 11\,000$; 8, orbicule recouvrant des perforations tectales au niveau de la marge $\times 11\,000$; 9, orbicules $\times 11\,000$; 10, exine au niveau de la marge $\times 22\,000$.

D'autre part, chez *Rhamnus* et *Zizyphus*, ainsi que chez les quelques Rhamnacees qui ont été étudiées jusqu'à présent (*Frangula*, *Oreoherzogia*, I. QUASDORF, 1974) on rencontre une structure infratectale grenue à columellaire (columelles très irrégulières, de forme variable), de l'ectexine et des types d'ornementation (réseau et rugules supratectaux) qui n'ont pas été observés dans les Céléstrales (D. LOBREAU-CALLEN, 1975a, b).

Chytranthus longiracemosus Gilg. (*Sapindaceæ*)

Le pollen est tricolporé (Pl. 3, 6). Le tectum est finement rugulo-strié et perforé. Dans l'intercolpium (Pl. 3, 8), l'ectexine comprend un tectum perforé reposant sur de courtes columelles et une sole aussi épaisse que le reste de l'ectexine. Il n'y a pas d'endexine. Au niveau des ouvertures (Pl. 3, 9), sous la marge lisse, la sole forme une costæ et l'endexine très réduite est présente. Dans la région des endoouvertures, les columelles infratectales sont libres à leur base.

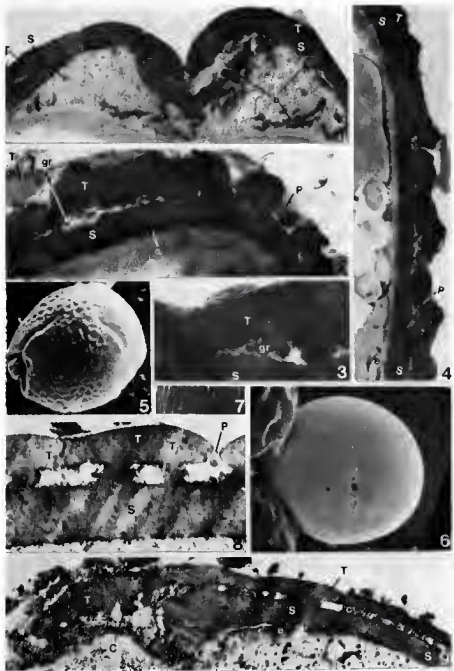
Comparée à celle des Céléstrales, l'ultrastructure de l'ectexine du pollen de *Chytranthus* n'est différente qu'au niveau des endoouvertures où la base des columelles est libre. Ce type de structure exinique aperturale se rencontre également chez les *Staphyleaceæ*. On peut, en outre, remarquer l'ornementation striée du tectum chez *Chytranthus*, ornementation que l'on ne rencontre pas dans le pollen des Céléstrales.

Chez *Tricolporollenites sooi*, pollen fossile du Crétacé inférieur, étudié en microscopie électronique à transmission (MeT) par M. KEDVES & A. PARDUTZ (1973), la structure de l'exine au niveau des ouvertures est comparable à celle des grains des *Sapindaceæ* et des *Staphyleaceæ*. Par ses dimensions et l'ensemble de ses caractères (tectum perforé, columelles courtes...), ce pollen pourrait être rapporté aux Sapindales.

D'après J. HUTCHINSON et A. CRONQUIST, les *Euphorbiaceæ* présenteraient certains caractères communs avec les Céléstrales d'où elles seraient issues. Le pollen de cette famille montre, comme dans les Céléstrales, une ornementation crotonoïde ou parfois clavée (D. A. LARSON, J. J. SKVARLA & C. W. LEWIS, 1962; M. L. FREAN, 1973). Cependant, les coupes d'exine des quelques *Euphorbiaceæ* étudiées (*Croton*, *Ricinus*, *Manihot*) montrent que les clavæ sont libres au sommet et reposent sur un semitectum, alors que chez les Céléstrales (*Aquifoliaceæ*, *Icacinaceæ*, *Celastraceæ*)¹ elles peuvent être soudées au sommet (Pl. 4, 3 et 4, D. LOBREAU-CALLEN, 1975a et c) et reposent sur la sole. Une étude plus approfondie du pollen des Euphorbiales serait nécessaire pour reconnaître ces caractères comme distinctifs entre ces deux familles.

EN CONCLUSION, les quelques études ultrastructurales qui ont été faites sur l'exine des Céléstrales et groupes voisins tendent :

1. Dans l'ensemble des *Rosidae* (*sensu* A. TAKHTAJAN, 1973) on note cette même tendance à la soudure des têtes des clavæ ou des gemmules qui reposent directement sur la sole (D. LOBREAU, 1967, 1970, D. LOBREAU-CALLEN, 1975b, c, sous presse, S. S. LARSEN, 1975).



Pl. 3. — *Rhamnus utilis* Pursh. (*Arboretum de Chevreloup*), pollen non acétolysé : 1, exine au niveau de l'aperture $\times 18\ 000$; 2, exine dans un intercolpium, montrant une structure grenue $\times 24\ 000$; 3, la structure grenue $\times 30\ 000$; 4, exine à proximité de la marge (en haut de la photographie) où la structure grenue est absente $\times 12\ 000$; 5, vue polaire $\times 2\ 200$. — *Chytranthus longiracemosus* Gilg. (*F. Hallé 319, P*), pollen acétolysé : 6, aperture et marge $\times 1\ 200$; 7, exine rugulo-striée $\times 3\ 600$; pollen non acétolysé : 8, exine dans un intercolpium, pas d'endexine $\times 55\ 000$; 9, exine au niveau d'une endoaperture coupée transversalement (parallèlement à l'équateur du pollen), columelles « pendantes », costae $\times 16\ 000$.

— à confirmer l'homogénéité de la structure exinique chez les *Celastraceae*, telle qu'on a pu l'observer en microscopie photonique ou au MeB, même dans les pollens composés;

— à mettre en évidence des caractères de structure exinique propres aux *Rhamnaceae*: structure grenue de l'ectexine et orbicules supratactaux associés aux fovéoles et aux perforations chez certains genres, et aux *Sapindaceae*: columelles libres à leur base au niveau des endoapertures.

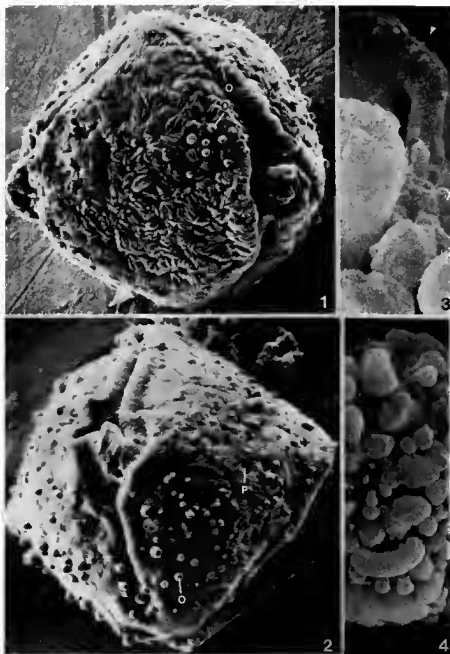
REMERCIEMENTS : Je tiens à remercier très vivement M. GUINET, Directeur adjoint à l'E.P.H.E. (Laboratoire de Palynologie du C.N.R.S. à Montpellier), qui a bien voulu me faire part de ses précieuses critiques.

Les observations en microscopie électronique à transmission ont été réalisées au Laboratoire de Pathologie Végétale du C.N.R.A. à Versailles, grâce à l'obligeance de M. le Pr P. CORNUET et de M^{me} E. MICHON.

Les études en microscopie électronique à balayage ont été réalisées aux Laboratoires de Géologie de M.N.H.N. et de Micropaléontologie de l'Université de Paris VI.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CRONQUIST, A. — The evolution and classification of flowering plants, W. C. Steere & H. B. Glass ed., New York, 396 p. (1968).
- FREAN, M. L. — Exine stratification and fine structure of the pollen wall of *Croton gratissimus* Burch, subsp. *subgratissimus* (Prawn) Burt Davy, Pollen et Spores 15 (3-4) : 353-362 (1973).
- HOOKER, J. D. — in BENTHAM, G. & HOOKER, J. D., Genera Plantarum 1, Conspectus : V-XII, Olacales, Celastrales : 342-371 (1862).
- HUTCHINSON, J. — The families of flowering plants, Clarendon Press, Oxford : 368 p. (1959).
- Evolution and phylogeny of flowering plants, Academic Press, London et New York, 717 p. (1969).
- KEOVES, M. & PAROUTZ, A. — Ultrastructure investigations of Angiospermatophyte pollens from the Lower Eocene, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 18 (1-2) : 135-154 (1973).
- KURTZ, F. — J. As. Soc. Beng. 39 (2) : 73 (1870).
- LARSON, D. A., SKVARLA, J. J. & LEWIS, C., Jr. — An electronmicroscope study of exine stratification and fine structure, Pollen et Spores 4 (2) : 233-246 (1962).
- LE THOMAS, A. & LUGARON, B. — De la structure grenue à la structure columellaire dans le pollen des Annonacées, Adansonia 15 (4) : 543-572 (1976).
- LOBREAU, D. — Contribution à l'étude du pollen des *Malpighiaceae* d'Afrique, Pollen et Spores 9 (2) : 241-277 (1967).
- *Cneoraceae*, in Palynologie africaine, Bull. Inst. Fond. Af. Noire 31, A, 2, pl. 177 (1969).
- LOBREAU-CALLEN, D. — Le pollen des Celastrales et groupes apparentés, Thèse Doct. Sci. nat., Univ. Sci. Tech. Languedoc, Montpellier, Arch. Orig. C.N.R.S., n° 8 071, 156 p., 9 fig., 15 tabl., 50 pl. h.-t. (1975a).
- Les pollens colpés dans les Celastrales : interprétation nouvelle de l'aperture simple, C. R. Acad. Sc., Paris, ser. D, 280 : 2547-2550 (1975b).
- Les variations dimensionnelles du pollen du genre *Hlex* (*Aquifoliaceae*), Symposium Taxons-Guides en Palynologie, 8-11 octobre 1975c, Bull. Soc. Bot. Fr. (sous presse).
- Les pollens des Celastrales. Illustrations et commentaires, Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier 2, 43 pl. (sous presse).
- LOBREAU-CALLEN, D. & LUGARDON, B. — L'ectoaperture à replis du pollen des *Celastraceae*, Naturalia Monspeliensia 23-24 : 205-210 (1973).
- QUASDORF, I. — Pollenmorphologischer Beitrag zur Kenntnis der verwandtschaftlichen Beziehungen der *Rhamnaceae*-Gattungen *Frangula* Mill., *Oreohertzogia* W. Vent., *Rhamnus* L., Fedde Repert. 85 : 337-344, pl. 38-45 (1974).



Pl. 4. — *Zizyphus spina-christi* (L.) Willd. (*Leredde 815*, G), pollen non acétolysé : 1, pollen nettoyé, débarrassé de la plus grande partie de la tryphine, montrant bien son ornementation rugulée, les perforations et quelques orbicules en place $\times 4\ 000$; 2, pollen recouvert de tryphine et présentant de nombreux orbicules recouvrant les perforations $\times 4\ 000$. — *Ilex glomerata* King (*Pételet 4240*, P), pollen acétolysé : 3, soudure de deux têtes de clava striées $\times 14\ 000$; 4, nombreuses clavæ soudées dans un intercolpium $\times 2\ 700$.

- TAKHTAJAN, A. — Flowering plants origin and dispersal, Oliver & Boyd ed., Edinburgh, 310 p. (1969).
- Evolution und Ausbreitung der Blütenpflanzen, Fischer ed., Jena, 189 p. (1973).
- VAN CAMPO, M. & GUINET, Ph. — Les pollens composés, l'exemple des *Mimosaceae*, *Pollen et Spores* 3 : 201-218 (1961).
- WAANDERS, G. L. & SKVARLA, J. J. — Fine structure of *Staphyleaceae* pollen walls, *Pollen et Spores* 10 (3) : 475-478 (1968).
- WAANDERS, G. L., SKVARLA, J. J. & PYLE, C. C. — Fine structure of *Hippocrateaceae* pollen walls, *Pollen et Spores* 10 (2) : 189-196 (1968).
- WETTSTEIN, R. — Handbuch der Systematischen Botanik, F. Deuticke ed., Leipzig, ed. 4, 1 152 p. (1935).

C.N.R.S.,
Laboratoire de Phanérogamie
et L.A. 218 au C.N.R.S.,
Muséum National d'Histoire Naturelle,
PARIS.